Sur l'organisation et les affinités des Capparidacées à fruits vésiculeux

par

John Briquet.

Avec 4 figures.

I.

La présence d'organes développés d'une façon plus ou moins analogue chez des plantes d'une même famille naturelle, mais qui par l'ensemble de leur structure et par leur distribution géographique ne sont pas étroitement parentes et ont certainement une histoire phylogénétique différente, présente toujours un vif intérêt. Il importe en effet, dans ces cas de parallélisme, de démontrer jusqu'à quel point l'analogie est prononcée et si des ressemblances apparentes ne cachent pas des différences plus profondes. Et quel que soit le degré auquel la ressemblance est poussée, il convient d'examiner si celle-ci est provoquée par des facteurs biologiques analogues; ou encore par ces causes internes, encore très mystérieuses, qui déterminent l'évolution des membres d'un même groupe, au moyen de variations ou de mutations orientées et parallèles, dans un sens plutôt que dans un autre.

A ce point de vue, nous avons été frappé, au cours d'une revision des Capparidacées de l'Herbier Delessert, par certains faits de parallélisme manifestés dans l'organisation des fruits chez deux types à fruits vésiculeux, l'*Isomeris arborea* Nutt. et le *Buhsea trinervia* (DC.) Stapf, et c'est à exposer les résultats de notre étude de ces deux types que nous consacrons les pages suivantes. Elles se rattachent directement aux beaux travaux exécutés jadis sur les Capparidacées par M. Pax[1]; elles touchent par plusieurs côtés à des problèmes que notre vénéré maître, M. Ad. Engler, a abordés à mainte reprise au cours de sa longue carrière de systématiste et de phytogéographe.

1) Pax, Beiträge zur Kenntnis der *Capparidaceae* [Engler's Botanische Jahrbücher IX, p. 39—69 (1888)].

II.

Isomeris californica Nutt.

Découvert en Californie aux environs de St-Diego, l'*I. californica* a été d'abord décrit par Nuttall[1]), puis observé en divers points du versant pacifique de la Californie, d'où il est maintenant bien représenté dans les grands herbiers. Selon M. Abrams[2]), l'espèce s'étend du Mont Pino et du golfe de Santa Monica jusqu'à la Californie inférieure, à l'état mexicain de Sonora et à la petite île de Cedros[3]), atteignant à l'E. la limite occidentale des déserts de Mohave et de Colorado (Californie).

Les auteurs ont tous retenu le genre *Isomeris* proposé par Nuttall, insistant généralement dans leur caractéristique sur le fruit vésiculeux. Seul M. Greene a rattaché l'*Isomeris* aux *Cleome*, sous le nom de *Cleome Isomeris* Greene[4]).

L'*Isomeris arborea* est un arbuste haut de 1 à 3 mètres, dont le tronc peut atteindre à la base jusqu'à 10 cm de diamètre, à bois jaunâtre, à écorce d'un brun grisâtre. Les jeunes rameaux, de teinte claire, portent des feuilles trifoliolées, pubérulentes comme les rameaux, à folioles étroitement oblongues, d'un vert glauque, brièvement pétiolulées, à pétiole commun en général un peu plus long que les folioles. Les rameaux se terminent par des grappes allongées, dans lesquelles les fleurs naissent à l'aisselle de bractées foliacées simples, pétiolées, à limbe elliptique plus long que le pétiole, à pédicelles atteignant le sommet du limbe des bractées.

Le calice d'un vert jaunâtre, haut d'env. 6 mm, est gamosépale, largement campanulé, à divisions ovées-acuminées, entières vers la pointe, à marges finement et irrégulièrement lacérées vers la base. Les sinus postérieurs sont moins profonds que les antérieurs. Il y a 8 nervures longitudinales, dont 4 aboutissent au sommet des sépales et 4 correspondent aux sinus. Le tube calicinal très court est évidemment dû, d'après cette organisation, à une concrescence basilaire des 4 sépales et ne saurait être interprété comme une formation axile. C'est là un cas rare chez les Capparidacées, et qui n'est pas simplement comparable à celui des genres *Streblocarpus*, *Niebuhria*, *Maerua* et *Thylachium*, où le tube est plus allongé et où, à cause de la corolle périgyne, M. Pax a admis comme probable qu'il y a participation de l'axe à la formation du tube calicinal[5]).

La corolle actinomorphe comporte 4 pétales, alternant avec les 4 sépales. Les pétales sont d'un jaune vif, oblongs, obtus au sommet, plus larges au-

---

1) Nuttall in Torrey and Gray, A flora of North America I, 124 (1838).

2) Abrams, A phytogeographic and taxonomic study of the Southern California trees and shrubs p. 361 et 362. New York 1910. (Bull. New York bot. Gard. VI n. 21.)

3) Greene, The botany of Cedros Island [Pittonia I, p. 200 (1888)].

4) Greene, l. c.

5) Pax, op. cit. p. 41.

dessous du milieu, subcordés et sessiles à la base; ils mesurent 10—12 × 5 mm. Les nervures longitudinales, au nombre de 5 divergent en éventail au-dessus de la base, et s'anastomosent entre elles, surtout dans la partie supérieure du pétale.

Nous arrivons à parler du disque, qui a été décrit différemment par les auteurs. Pour NUTTALL, suivi par les auteurs américains subséquents[1]), le disque est charnu, subhémisphérique, prolongé en un petit appendice dilaté du côté postérieur; il n'y a pas d'androphore. Pour M. PAX[2]), au contraire, il existe un androphore, en forme de stèle courte, élargie dans sa partie supérieure, glanduleuse et prolongée postérieurement en un appen-

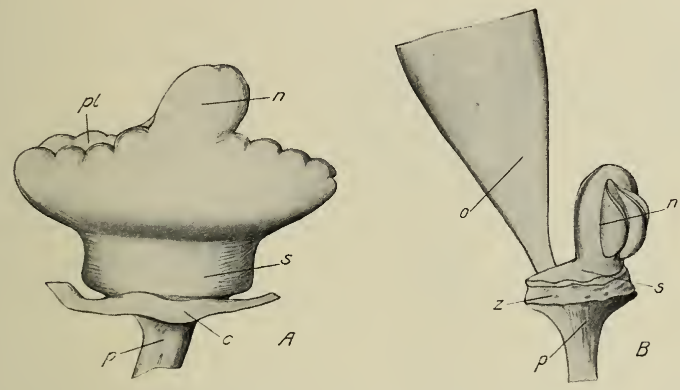


Fig. 1. — *A* Disque de l'*Isomeris arborea* en vue dorsale; *p* pédoncule; *c* base du calice; *s* corps cylindrique du disque; *pl* plateau à bords mamelonnés portant à sa surface déprimée les cicatrices des filets et du gynophore; *n* nectaire. — *B* Disque du *Buhsea trinervia* en vue latérale; *p* pédoncule; *z* zone d'insertion des sépales et des pétales; *s* corps du disque; *n* nectaire lamellifère en arrière duquel sont situées les cicatrices des filets et l'ovaire *o*. Fortement grossi.

dice étroit. L'auteur place donc l'*Isomeris* parmi les Cleomoidées pourvues d'androphore, à côté des *Gynandropsis*, et les oppose dans sa clé par ce caractère aux genres *Cleome*, *Cleomella* et *Wislizenia* dépourvus d'androphore, à disque faiblement développé.

Les faits se présentent comme suit (Fig. 1*A*). A l'intérieur du calice et au centre de la fleur l'axe s'élargit subitement en un corps volumineux, sur la base duquel sont insérés les pétales. Au dessus de ceux-ci, ce corps se prolonge en disque épais, charnu, haut de 1—1,5 mm, large de 3—3,5 mm en forme de cylindre très court. A sa partie supérieure, ce cylindre s'élargit

---

1) NUTTALL l. c.; GRAHAM in CURTISS et HOOKER, Botanical Magazine LXVII, tab. 3842 (1841); TORREY, Botany of the Mexican Boundary Survey p. 35, tab. 4 (1858); BREWER and WATSON, Botany of California I, 50 (1880); GRAY, WATSON and ROBINSON, Synoptical Flora of North America I, p. 181 (1895); ABRAMS, Flora of Los Angeles and vicinity, ed. 2, p. 181 (1911).

2) PAX in ENGLER und PRANTL, Die nat. Pflanzenfam. III, 2, 221 et 223 (1891).

en plateau large de 4—4,5 mm, à bords irrégulièrement mamelonnés. Du côté postérieur, le plateau s'allonge pour former un appendice haut de 1 mm, large de 1,5 mm. Les marges mamelonnées et surtout l'appendice postérieur charnu sont remplis d'un parenchyme microcytique dense offrant tous les caractères des parenchymes nectarifères. Les filets staminaux sont insérés en arrière des marges mamelonnées, environnant le gynophore qui s'élève au centre du plateau et dont la surface, autour des bases du gynophore et des filets, est finement pubescente.

Pour juger de la signification morphologique de l'organe qui vient d'être décrit, il faut se reporter aux définitions données par M. Pax[1]). Cet auteur distingue dans l'axe intrafloral trois étages: 1° le disque, qui est substaminal et limité supérieurement, d'après les figures semi-schématiques (Fig. 1 de M. Pax), par le niveau du nectaire; 2° l'androphore limité supérieurement par le plan d'insertion des filets staminaux; 3° le gynophore, qui s'étend de là à la base de l'ovaire. Or il est évident, d'après les détails donnés plus haut, que l'organe discoidal de l'*Isomeris* est un véritable disque, terminé par un plateau nectarifère, et non pas un androphore. L'organisation correspond à celle du type I de M. Pax[2]), et en particulier à celui figuré par le semi-schéma de la fig. 1*B* de cet auteur. L'organisation est tout autre chez les *Gynandropsis*, dont l'axe intrafloral possède un disque, un androphore et un gynophore.

Les 6 étamines sont disposées selon de type des Crucifères: 4 sont placées 2 par 2 sur les rayons antérieur et postérieur, les deux autres correspondent aux rayons transversaux. Les filets filiformes sont enroulés en dedans dans le bouton. A l'anthèse, ils se déroulent, prennent une coloration rougeâtre, et s'allongent de façon à dépasser de plus de 1 cm le sommet des pétales. Ils portent à leur sommet une anthère linéaire, basifixe, longue de près de 3 mm, laquelle s'enroule du côté dorsal à la maturité. L'androcée nous paraît, d'après les matériaux à notre disposition, être nettement protandrique.

Le gynécée apparaît, au début de l'anthèse, sous la forme d'un ovaire ellipsoidal, très comprimé, mesurant env. 5×3 mm, porté sur un gynophore cylindrique; le tout est glabre. L'ovaire se prolonge au sommet en un style grêle, long d'env. 2 mm, couronné par un stigmate capité. A l'intérieur de l'ovaire les placentas portant chacun deux rangées d'ovules campylotropes assez régulièrement accouplés, très nombreux, pendant à l'extrémité d'un court funicule. La grande majorité de ces ovules ne se développe pas, ainsi qu'on le verra plus loin.

Outre les fleurs ☿, il existe des fleurs ♂ à gynécée rudimentaire, en général assez promptement caduques. Ces fleurs sont sur certains

1) Pax, Beiträge, p. 46—48.

2) Pax, Beiträge l. c.

rameaux plus nombreuses que les autres, mais elles ne sont pas groupées en étages comme dans les inflorescences du *Cleome spinosa* décrites par M. Schneck[1]).

Il ressort de ces détails que la fleur de l'*Isomeris* est adaptée à une pollination croisée par l'intermédiaire des insectes. Le nectar qui sort du plateau nectarifère du disque s'écoule entre les bases des pétales et s'accumule dans le gobelet formé par le tube calicinal. La trompe des insectes est obligée d'aller le chercher en s'insinuant entre les bases des pétales, donc en suivant un chemin assez compliqué qui indiquerait les Apides comme visiteurs probables. D'ailleurs la protandrie exclut l'autopollination, au moins à l'état normal. Bien que le gynophore s'allonge rapidement, les anthères vidées s'enroulent déjà au moment où l'ovaire les dépasse.

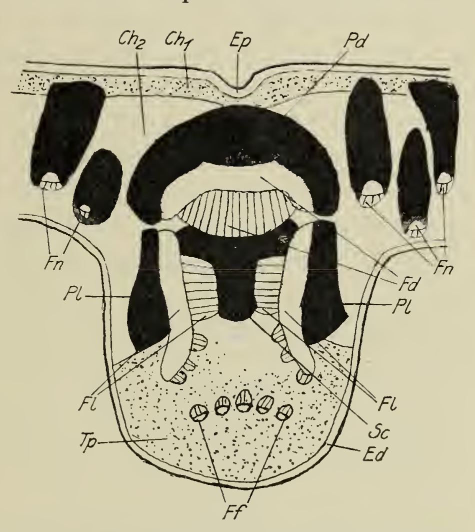


Fig. 2. Section transversale d'ensemble grossie et schématisée de la nervure péricarpique marginale chez l'*Isomeris arborea*; *Ep* épicarpe; *Ed* endocarpe; *Ch1* chlorenchyme microcytique; *Ch2* parenchyme mésocarpique; *Fd* faisceau dorsal avec son stéréome péricyclique *Pd*; *Fl* faisceaux latéraux avec leur stéréomes péricycliques *Pl*; *Sc* cordon squelettaire central; *Ff* faisceaux funiculaires; *Fn* faisceaux de nervilles; *Tp* tissu placentaire.

A la maturité, le pédicelle et le gynophore se sont considérablement allongés et épaissis. L'ovaire se gonfle graduellement (fig. 3 *A*) en un volumineux ballon pendant, obovoïde, pyriforme, apiculé au sommet, à péricarpe de texture coriace. Les sutures correspondant aux placentas sont saillantes: elles portent un grand nombre de nervures de second ordre, divergeant sous un angle aigu, très anastomosées, à anastomoses circonscrivant des aréoles lozangiqnes allongées parallèlement aux nervures. A l'intérieur des champs délimités par ces nervures, se trouvent des nervilles plus faibles, anastomosées de la même manière. Ce système compliqué de nervures et de nervilles devient dense et dirigé presque parallèlement aux lignes de suture si on l'examine dans la région médiane des valves, où se rencontrent les nervures secondaires partant des dites lignes de suture. A l'intérieur, seulement 2—6 ovules se sont transformés en semences globuleuses, un peu comprimées, à épiderme de couleur jaunâtre, lisses, mesurant env. 5—6 mm de diamètre; elles contiennent un embryon courbé en forme de fer-à-cheval.

1) Schneck, Observations on the spider flower [Bot. Gazette XX, p. 168—170 (1895)].

La texture coriace et extrêmement résistante du péricarpe s'explique sans peine par sa structure anatomique (fig. 2). — L'épicarpe est formé de cellules à parois externes énormément épaissies, égalant souvent en épaisseur le diamètre du faible lumen sous-jacent, à parois radiales minces, à parois internes peu épaisses. Cet épiderme est coupé çà et là de stomates, dont l'ostiole est enfoncée dans un puits profond formé par la paroi extérieure des cellules stomatiques. La cuticule est assez mince, mais les couches externes de la paroi épicarpique externe sont fortement cuticularisées. — L'endocarpe diffère d'abord de l'épicarpe, en ce que ses éléments sont moins bombés dans la cavité du fruit, à lumen plus ample; les parois intérieures et extérieures sont fortement sclérifiées. Il n'y a pas de stomates. — Le mésocarpe est occupé par un chlorenchyme microcytique sous l'épicarpe, à éléments plus gros et moins riches en chloroplastes du côté de l'endocarpe. — Les nervures marginales (suturales) sont occupées en majeure partie par trois faisceaux libéro-ligneux, dont l'un tourne son liber du côté dorsal de la nervure, tandisque les deux autres tournent leur liber vers les flancs. Ces faisceaux sont notablement plus larges que hauts, en section transversale; ils appuient leur xylème contre une colonne de stéréome axile dont la section transversale a vaguement la forme d'un T. En outre, le liber de chaque faisceau est protégé extérieurement par une épaisse cuirasse de stéréome pérécyclique. A la fin, les plaques de stéréome se soudent par les côtés de façon à former un étui stéréique continu, dans la concavité duquel reposent tous les appareils précités. — Les nervures latérales se détachent du faisceau dorsal et des faisceaux latéraux de la nervure marginale en sortant successivement, très nombreux, du bord interne de ceux-ci. Il en est de même des faisceaux funiculaires qui après s'être détachés des faisceaux latéraux circulent un certain temps dans le parenchyme placentaire en se tordant graduellement de 90° de façon à présenter bien avant leur passage au funicule un bois tourné du côté de l'épicarpe et un liber orienté du côté du cœlum du péricarpe. Ce parenchyme placentaire se compose de petits éléments collenchymateux. A l'intérieur de ce collenchyme placentaire on voit dans les fruits âgés se différencier lentement des éléments mécaniques. — Les nervures latérales sont réduites à des faisceaux uniques placés dans la concavité d'un étui de stéréome péricyclique généralement allongé perpendiculairement à la surface du péricarpe, les plus gros faisant un peu saillie du côté externe en soulevant l'épiderme. Dans les nervilles plus faibles, le stéréome forme même une gaîne continue qui enveloppe quelques éléments de bois et de liber. Les nervilles sont extrêmement nombreuses et très serrées.

Les variations que présente la forme générale du fruit dans l'*Isomeris arborea* sont relativement peu considérables. Généralement pyriforme, le fruit tend parfois à devenir presque globuleux. C'est sur cette modification,

assez faible et reliée à celle pyriforme par de nombreuses transitions, que M. Coville[1]) a basé son *Isomeris arborea* (var.) *globosa*, devenu l'*Isomeris globosa* Heller[2]). Il ne saurait être question, en présence des nombreuses formes d'attribution douteuse qui relient l'*Isomeris arborea* var. *genuina* à la var. *globosa*, de voir dans cette dernière une espèce distincte. Mais si l'on tient compte de l'apparence particulière de l'arbuste, déterminée par son port réduit et des folioles plus petites, plus courtes, relativement plus amples, on sera amené à lui conserver la valeur d'une véritable variété dans le sens de race. Nous ne mentionnons ici que pour mémoire un *Isomeris arborea* var. *angustata* Parish, observé çà et là (»occasionally«) aux environs de Palm Springs et de Whitewater (lisière occidentale du désert de Colorado) et auquel l'auteur attribue un fruit étroitement oblong, long de 4 cm, épais de 5 mm, à 3—5 semences, non vésiculeux[3]). Cette plante nous est inconnue, et les renseignements sont insuffisants pour pouvoir en juger. Peut-être s'agit-il d'une anomalie? Il est impossible de se faire une opinion à ce sujet avant d'avoir des renseignements plus complets.

Il nous reste à examiner la façon dont les graines sont mises en liberté. Nuttall[4]) avait attribué à l'*Isomeris* un fruit indéhiscent. Asa Gray[5]) dit le fruit tardivement déhiscent. M. Abrams[6]) l'indique comme tardivement bivalve. Malgré les matériaux abondants dont nous disposons, il nous est impossible de donner des renseignements détaillés sur la façon dont s'opère la déhiscence. Mais Gray et M. Abrams ont sans doute raison, car lorsqu'on ramollit dans l'eau bouillante les fruits mûrs de l'*Isomeris*, on provoque un commencement de déhiscence. Celle-ci s'opère au moyen d'une ou deux déchirures qui isolent les nervures marginales. La déhiscence commence par le sommet, du fruit et remonte progressivement vers la base en isolant le cadre placentaire, ainsi que cela a lieu dans beaucoup de Crucifères. Les graines ont-elles au moment de la déhiscence spontanée déjà quitté le funicule, ou restent-elles pendues à ce cadre? C'est là une question d'observation facile à résoudre pour les botanistes résidant en Californie, mais à laquelle nous ne pouvons répondre. Il serait donc oiseux pour le moment d'épiloguer plus longuement sur la biologie de la dissémination chez l'*Isomeris arborea*.

---

1) Coville in Proc. biol. soc. Wash. VII, p. 73 (1892).

2) Heller, Muhlenbergia II, 50 (1905).

3) Parish, Notes on the flora of Palm Springs [Muhlenbergia III, 128 (1907)].

4) Nuttall, l. c.

5) Gray, Synoptical Flora l. c.

6) Abrams, l. c.

III.

Buhsea trinervia (DC.) Stapf.

La découverte de cette Capparidacée remonte aux années 1782—1785, au cours desquelles André Michaux la récolta en Perse aux env. d'Ispahan. L'Herbier Delessert en renferme un original accompagné d'une étiquette de Michaux portant cette détermination: *Cleome vesicaria*. Cependant, ce nom est resté inédit, car Aug.-Pyr. de Candolle, auquel on doit de cette espèce une diagnose d'une seule ligne[1]), la désigna sous le nom de *Cadaba trinervia*; l'auteur ne fait aucune mention des fruits remarquables qui avaient motivé le nom spécifique excellent donné à la plante par Michaux. Le *Cadaba trinervia* DC. fut retrouvé aux environs de Bagdad, en 1835, par l'illustre Aucher-Eloy[2]). Edmond Boissier — sans se douter que cette Capparidacée était connue depuis longtemps — la décrivit de nouveau en 1842 sous le nom de *Cleome coluteoides*[3]). Cette fois, nous possédons une description suffisante, encore qu'assez sommaire, dans laquelle il est fait mention des fruits vésiculeux. Boissier compare ceux-ci aux légumes des *Colutea* et aux fruits du *Leontice Leontopetalum*, et déclare — ce qui est exact — que ces fruits séparent l'espèce d'une façon absolue de tous les *Cleome* à lui connus. L'année suivante Kotschy retrouvait le *Cleome coluteoides* aux environs de Gülbak près de Téhéran[4]) et en 1848 et 1849, Buhse le récoltait sur plusieurs points de la chaîne de l'Elbrus entre Asterabad et Schahrud et dans le grand désert de la Perse orientale[5]). C'est sur ces matériaux que Bunge s'est basé lorsqu'il a élevé le *Cleome coluteoides* au rang de genre sons le nom de *Buhsea* [*B. coluteoides* (Boiss.) Bunge], caractérisé par rapport aux *Cleome* par un fruit vésiculeux indéhiscent[6]). Ce n'est qu'en 1887 que Boissier, admettant d'ailleurs le genre créé par Bunge, a reconnu la synonymie du *Cadaba trinervia* DC. et du *Cleome coluteoides* Boiss.[7]). Ce botaniste aurait dû à ce moment réhabiliter le nom spécifique le plus ancien, ce qui a été fait depuis par M. Stapf[8]) (Règl. nom. bot. art. 48). Depuis lors, le *Buhsea trinervia* a été retrouvé abon-

1) A.-P. de Candolle, Prodromus I, p. 244 (1824).

2) Aucher-Eloy, Plantes d'Orient n. 418. — Aucher-Eloy a séjourné à Bagdad du 18 au 21 mai 1835: voy. Jaubert, Relations de voyages en Orient de 1830 à 1838 par Aucher-Eloy p. 218—220. Paris 1843.

3) Boissier, Diagnoses plantarum orientalium novarum. Ser. 1, I, p. 3 (1842).

4) Kotschy, Pl. Pers. bor. Ed. R. F. Hohenacker, 1846, n. 14.

5) Boissier et Buhse, Aufzählung der auf einer Reise durch Transkaukasien und Persien gesammelten Pflanzen p. 31 (1860).

6) Bunge, Delectus seminum horti botanici Dorpatensis p. 41 (1859); item in Linnaea XXX, p. 752 (1860).

7) Boissier, Flora orientalis I, p. 416 (1867).

8) Stapf, Die botanischen Ergebnisse der Polakschen Expedition nach Persien p. 38 [Denkschr. math.-phys. Cl. Kais. Akad. Wiss. Wien 1885].

damment dans le nord de la Perse dans les montagnes de Rudbar par M. Bornmüller[1]), par Polak et Pichler aux env. de Zamanabad, de Hamadan et de Mandjil[2]), enfin sur le versant transcaspien des chaînes du nord de la Perse aux environs d'Aschabad par Sintenis[3]) et par M. Litwinow[4]). Au total le *B. trinervia* se présente donc maintenant comme un type des déserts et des garigues montagnardes de la Perse atteignant au N. la lisière de la Turcomanie et au S. la Mésopotamie.

Il convient, pour terminer l'histoire du *Buhsea trinervia*, de mentionner le fait que ce genre n'a pas été reconnu par Bentham et Hooker, lesquels se bornent à en dire; « *Buhsia* . . . est *Cleomis* species fructu vesicario «[5]). M. Pax[6]) n'en parle pas.

Le *B. trinervia* est un sous-arbrisseau, plutôt qu'une herbe vivace, à souche ligneuse épaisse, émettant des tiges cylindriques simples ou presque simples, indurées à la base, qui atteignent 20 à 50 cm de hauteur. Tout l'appareil végétatif aérien, ainsi que le calice, est couvert de glandes courtes et disséminéees, émettant un liquide visqueux qui retient facilement les particules de sable. Les feuilles, d'un vert sale, sont simples, à pétiole plus court que le limbe, ce dernier arrondi-obové, assez épais, pourvu de trois nervures principales divergeant au dessus de la base, à marges entières. Les fleurs forment des grappes terminales, souvent allongées, et placées à l'aisselle de bractées elliptiques-obovées, sessiles on subsessiles, les inférieures atteignant les pédicelles, les supérieures plus courtes. Le calice comporte 4 sépales subobtus au sommet, un peu atténués à la base, ovés-elliptiques, atteignant env. $3 \times 1,6$ mm. de surface, libres. Les 4 pétales, alternant régulièrement avec les sépales, atteignent une longueur maximale de 9 mm et une largeur de 4 mm, mais ils sont souvent plus petits; ils sont nettement différenciés en un limbe obové-elliptique passant par une contraction assez brusque à un onglet très étroit, long de 2—3 mm. Les pétales sont rarement entièrement jaunes; le plus souvent les nervures se détachent en pourpre-brun sur le fond jaune, au nombre de 3 principales divergeant en éventail au sortir de l'onglet, et fortement anastomosées dans leur partie supérieure; plus rarement les pétales prennent une teinte pourprée-brunâtre dans toute leur région apicale.

Le disque (Fig. 1 B) présente dans le *B. trinervia* une constitution très particulière. Du côté antérieur, il est à peine perceptible. Du côté postérieur (axoscope), il forme une volumineuse saillie qui porte 2—5 lamelles

1) Bornmüller, Iter persicum alterum, 1902, n. 6307.

2) Stapf, l. c.

3) Sintenis, Iter transcaspico-persicum 1900—1901, n. 92.

4) Litwinow, Plantae turcomanicae 1897, n. 130.

5) Bentham et Hooker, Genera plantarum I, p. 105. Londini 1862.

6) Pax in Engler und Prantl, Die nat. Pflanzenfam. III, 1, p. 222 et 223. Leipzig 1891.

irrégulières, les supérieures transversales, les inférieures au nombre de 3—4 obliques ou plus souvent verticales. Large d'environ 1,5 mm, la masse du disque atteint environ 1,5 mm de hauteur dans la région des lamelles.

L'androcée comporte 6 étamines disposées, comme pour l'espèce précédente, selon le type normal des Crucifères. Les filets sont droits au début de l'anthère, rougeâtres, élargis-comprimés presque dès la base et se rétrécissant graduellement vers le sommet; ils atteignent env. 5 mm. Les anthères sont ovoïdes, dorsifixes, à fentes de déhiscence tournées vers le centre de la fleur. Mais bientôt les filets se courbent vers le haut, au point de devenir presque genouillées; les anthères tombent lorsque cette courbure est effectuée. Comme pour l'*Isomeris arborea* la protandrie est extrêmement marquée.

L'ovaire reste longtemps subsessile; le développement du gynophore est à la fois plus tardif et bien moins marqué que chez l'*Isomeris*. Quand les étamines épanouissent leurs anthères, l'ovaire est plus court qu'elles, et le style, long de moins de 1 mm, est recourbé de façon à ce que le stigmate soit dirigé vers le bas. D'ailleurs à ce moment les papilles stigmatiques ne sont pas encore développées, tandisque le corps de l'ovaire présente le plus souvent une disposition dissymétrique: il est comprimé, glanduleux extérieurement, plus développé du côté antérieur que du côté postérieur, de forme générale elliptique, atténué à la base, subitement rétréci sous le style. Les 2 sutures sont toutes deux placentifères, pourvues chacune de nombreux ovules campylotropes pendants, dont beaucoup ne se développent pas. Pendant que les étamines se recourbent en tournant leur concavité vers le côté postérieur de la fleur, le gynophore s'allonge et s'incline vers le bas, de façon à sortir complètement du groupe des étamines et à pendre en avant de la fleur, qui est alors en fait rendue complètement zygomorphe.

De même que pour l'*Isomeris*, outre les fleurs ☿ qui viennent d'être décrites, il existe des fleurs ♂ par avortement avancé du gynécée, les fleurs sont disséminées dans la grappe. Certaines pousses faibles à grappes pauciflores, n'ont même que des fleurs ♂.

Les détails qui précèdent établissent d'une façon sûre l'allogamie: la protandrie accentuée, les mouvements inverses éxécutés par les filets et par l'ovaire et son gynophore empêchent toute autopollination. Et le développement singulier du disque ainsi que l'andromonœcie confirment encore cet état de choses. La fleur est moins bien construite que celle de l'*Isomeris* pour l'accumulation du nectar, et l'accès de ce dernier est aussi moins difficile. Il est néanmoins probable d'après l'ensemble assez compliqué de l'organisation que les Apides jouent un rôle prépondérant dans la pollination.

L'ovaire ne tarde pas à se renfler et finit par se transformer (Fig. 3B) en un volumineux ballon pendant, atténué à la base en un gynophore long de 2—4 mm, couronné au sommet obtus par un style long d'env. 3 mm,

atteignant jusqu'à 5 × 2,2 cm en section longitudinale, porté sur des pédicelles longs d'env. 1 cm. La forme des ballons est assez variable comme nous le verrons plus loin; elle est parfois presque aussi pyriforme que dans l'*Isomeris arborea*. Ces ballons présentent cependant à première vue deux différences notables par rapport à ceux de l'*Isomeris*. La texture du péricarpe est membraneuse et non pas coriace et la nervation est bien différente. Sans doute, il existe ici aussi deux nervures marginales plus fortes, mais les nervures latérales divergent sous des angles moins aigus et sont reliées par des anastomoses beaucoup plus lâches, circonscrivant des aréoles polygonales plus grandes, bien moins étroites, à champs un peu relevés,



Fig. 3. Fruit vésiculeux: *A* du l'*Isomeris arborea*, *B* du *Buhsea trinervia*.

ce qui donne au péricarpe une apparence légèrement bulleuse. Le nombre des graines bien développées est beaucoup plus considérable que chez l'*Isomeris*: il varie de 5—10 sur chaque placenta. Les graines sont subglobuleuses, brunes, entièrement recouvertes d'une fine pubescence un peu grisâtre; elles mesurent env. 2,5 × 2 mm en section longitudinale et renferment un embryon plié.

A la texture membraneuse du péricarpe correspond une structure anatomique (Fig. 4) assez différente de celle que nous avons étudiée chez l'*Isomeris arborea*. — L'épicarpe est formé d'éléments parallélipipédiques, à parois radiales et internes très minces, à parois externes assez fortement épaissies, couvertes d'une cuticule analogue à celle de l'*Isomeris*, mais très peu cuticularisées. Les stomates sont assez nombreux, à ostiole situé peu profondément au-dessous du niveau épicarpique extérieur. — L'endocarpe présente des caractères assez différents. Ses éléments sont de forme analogue, mais plus allongés et plus larges. Les parois qui bordent le cœlum du péri-

carpe sont un peu plus épaisses que les autres; cependant ces dernières, même les radiales, sont aussi épaissies, mais à un degré bien moindre. Toutes sont pourvues de ponctuations elliptiques ou étirées dans le sens du petit diamètre de la cellule. — Le mésocarpe est occupé par un parenchyme plus ou moins différencié en deux zones: l'une touchant à l'endocarpe, à gros éléments peu chlorophyllifères; l'autre, touchant à l'épicarpe à petits éléments bourrés de chloroplastes. Tous sont vaguement polygonaux, à arêtes arrondies, déterminant la présence de méats aérifères. — La nervure marginale est organisée sur un type analogue à celle de l'*Isomeris*, tout en présentant diverses particularités de détail. Elle est plus saillante du côté du cœlum que du côté extérieur et comporte aussi trois faisceaux: un faisceau dorsal large et deux faisceaux latéraux plus petits. Le bois est très développé, surtout dans le faisceau dorsal, tandis que la couche de liber est partout fort mince. Le faisceau dorsal est appuyé à un arc épais d'éléments péricycliques de soutien d'une structure particulière. Les parois de ces éléments sont plus épaisses dans les angles et gardent longtemps un caractère collenchymateux. Il sont formés d'une cellulose à l'état extrêmement dense, au sein de laquelle le processus de lignification s'effectue faiblement et tardivement. Cet arc stéréique dorsal est séparée de l'épicarpe par une mince couche de chlorenchyme microcytique. Les faisceaux latéraux n'ont pas de revêtement stéréique. L'espace compris entre les faisceaux de la nervure marginale est, ici aussi, rempli par un cordon stéréique de forme irrégulière, vaguement en **T** sur une coupe transversale, mais formé d'éléments semblables à ceux du revêtement péricyclique du faisceau dorsal: à parois peu épaissies et restant longtemps plus ou moins collenchymateuses. Une différence assez marquée par rapport à l'*Isomeris arborea* se manifeste dans le mode d'attache des faisceaux des nervures latérales et des faisceaux funiculaires. Ici les nervures latérales se détachent des flancs du faisceau dorsal, au moins dans les cas où nous avons pu les suivre, tandis que les faisceaux latéraux de la nervure dorsale donnent les funiculaires. Ceux-ci séjournent moins longtemps

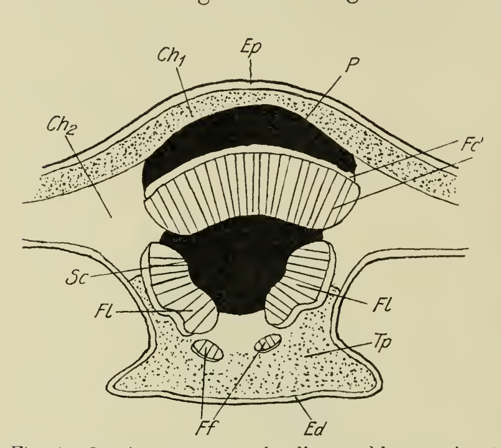


Fig. 4. Section transversale d'ensemble grossie et schématisée de la nervure péricarpique marginale chez le *Buhsea trinervia*; *Ep* épicarpe; *Ed* endocarpe; *Ch 1* chlorenchyme microcytique; *Ch 2* chlorenchyme macrocytique; *Fd* faisceau dorsal avec son stéréome péricyclique *P*; *Fl* faisceaux latéraux; *Sc* cordon squelettaire central; *Ff* faisceaux funiculaires; *Tp* tissu placentaire.

dans le placenta formé d'un parenchyme microcytique chlorophyllifère, revêtu de l'endocarpe dont les éléments sont plus petits, plus isodiamétriques, à parois cœloscopes beaucoup plus épaisses qu'ailleurs. — Les nervures latérales et nervilles sont occupées par un petit faisceau, appuyé d'un côté à quelques stéréides péricycliques du type décrit ci-dessus, de l'autre à quelques scléréides faiblement sclérifiées et lignifiées. En résumé le squelette est entièrement organisé de façon à conserver au péricarpe son caractère membraneux, la résistance jouant chez lui un plus grand rôle que la rigidité.

De même que pour l'*Isomeris,* il est facile de relever des variations dans la forme du fruit vésiculeux du *Buhsea.* Parfois presque pyriforme, il s'allonge assez souvent en un sac plus étroit et un peu lagéniforme. Mais ces variations présentent plutôt un caractère individuel ou local et ne sont pas concomitantes avec d'autres caractères. Il n'y a pas lieu, dès lors, de les considérer comme l'apanage de variétés particulières.

Boissier a avancé que le fruit du *Buhsea trinervia* est indéhiscent. S'il en était ainsi, il faudrait attribuer au fruit de cette Capparidacée le rôle d'un véritable ballon qui serait arraché par le vent et servirait de véhicule collectif en vue de la dissémination. Il n'en est cependant pas ainsi. Tout d'abord, le gynophore reste attaché très solidement au torus, même dans des échantillons à maturité avancée, et nullepart on ne voit de zone de désarticulation dont l'activité provoquerait le détachement du fruit. En revanche, il se produit bien, contrairement à ce que pensait Boissier, une véritable déhiscence, mais incomplète. Tardivement le fruit s'ouvre à son extrémité suivant les nervures marginales, sur une longueur qui atteint dans nos échantillons jusqu'à 1 cm. Les fruits pendants ressemblent alors à des outres renversées et béantes. La sortie des semences s'effectue ensuite selon le mode signalé par Hildebrand[1]) chez les *Staphylea*, *Colutea*, *Nigella* etc., dans lesquels le vent agite le ballon jusqu'à ce que ce mouvement ait détaché les graines qui finissent par tomber et gagner l'extérieur en traversant l'orifice béant du ballon.

IV.

Les conclusions à tirer des faits exposés ci-dessus nous ramènent aux considérations du début.

L'*Isomeris arborea* est dépourvu d'androphore, et toute son organisation indique une affinité étroite avec le genre *Cleome*: Le calice gamosépale se retrouve exceptionnellement dans ce genre, d'autre part le développement particulier du disque peut être envisagé comme une des formes variées, et encore trop peu étudiées, qu'affecte cet organe dans les *Cleome.* C'est essentiellement le fruit développé en ballon et la structure particulière du péricarpe qui militent en faveur de la distinction générique. L'*Iso-*

1) Hildebrand, Die Verbreitungsmittel der Pflanzen p. 60. Leipzig 1873.

meris arborea est sans aucun doute, au point de vue phylogénétique, un dérivé californien, différencié carpologiquement, du phylum des *Cleome* nord-américains à feuilles composées.

Le *Buhsea trinervia* est aussi dépourvu d'androphore. Aucune des particularités que nous avons étudiées ne sort du cadre des multiples variantes connues dans l'organisation florale des *Cleome*, dont il est très voisin. On a signalé dans ce dernier genre des disques à nectaire lamellifère, qui, il est vrai, n'ont pas été étudiés et décrits jusqu'à présent avec une précision suffisante, mais qui indiquent chez les *Cleome* l'existence de formations analogues au disque du *Buhsea*. C'est ici encore le fruit développé en ballon et l'anatomie du péricarpe qui séparent le genre *Buhsea* des *Cleome*. Si nous réhabilitons ici le genre *Buhsea*, malgré l'autorité de savants tels que Bentham et Hooker et de M. Pax, c'est parceque les caractères carpologiques des *Isomeris* et *Buhsea* sont très saillants et au moins équivalents aux caractères sur lesquels sont basés bien d'autres genres de Capparidacées. La suppression de l'un entraînerait d'ailleurs la suppression de l'autre. Le *Buhsea trinervia* est, au point de vue phylogénétique, un dérivé iranien des *Cleome* à feuilles simples, si nombreux dans toute la zone austro-méditerranéenne et subtropicale qui rayonne autour de l'Arabie.

Il est sans doute remarquable de voir une différenciation vésiculaire du fruit se produire au dépens du genre *Cleome*, à une immense distance géographique: dans le Nouveau Monde en partant d'un phylum à feuilles composées, et dans l'Ancien Monde en partant d'un phylum à feuilles simples. Mais le caractère très isolé de cette apparition nous empêche d'y voir la manifestation d'une tendance dûe à une variabilité ou à une mutabilité orientées et ayant son origine dans des particularités de l'«idioplasma cléomien». Nous serions plutôt tentés de reconnaître, dans le cas particulier, un phénomène de convergence motivé par l'adaptation à des modes particuliers de dissémination. Malheureusement, si nos recherches ont à peu près élucidé le processus de dissémination du *Buhsea trinervia*, en le rapprochant de cas analogues bien connus (*Colutea*, *Staphylea* etc.), il reste encore des observations à faire in situ pour tirer au clair le processus de dissémination réalisé chez l'*Isomeris arborea*. Ce que nous en savons, joint aux différences de structure que présente le péricarpe dans les deux genres, est cependant suffisant pour affirmer que la convergence extérieure est accompagnée de divergences internes, ce qui rend extrêmement probable la solution à laquelle nous nous arrêtons.
